

Effet de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur la structure spatiale et le recrutement des espèces végétales ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi

[Effect of the invasive liana *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) on the spatial structure and recruitment of woody plant species within Kibira National Park in Burundi]

Richard Habonayo^{1,2}, Akomian Fortuné Azihou³, Gbèwonmèdéa Hospice Dassou¹, Mathias Hitimana⁴, Aristide Cossi Adomou¹, and Bernadette Habonimana²

¹Laboratoire de Botanique et Ecologie Végétale, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences et Techniques, 01 B.P 4521 Cotonou, Benin

²Département des Sciences et Technologies de l'Environnement, Université du Burundi, Faculté d'Agronomie et de Bio-Ingénierie, B.P 2940 Bujumbura, Burundi

³Laboratoire d'Ecologie Appliquée, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, 01 BP 526 Cotonou, Benin

⁴Département de Biologie, Université du Burundi, Faculté des Sciences, BP 2700 Bujumbura, Burundi

Copyright © 2019 ISSR Journals. This is an open access article distributed under the **Creative Commons Attribution License**, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

ABSTRACT: Lianas play an important role in several aspects of forest dynamics. This study aims to (1) compare the spatial distribution of woody species between invaded and non-invaded areas by *Sericostachy scandens* and (2) assess the effect of the density of adult trees of a given species and woody regeneration and young tree stages of other species on the recruitment of the target woody species in both invaded and non-invaded areas by *S. scandens* within Kibira National Park (KNP) in Burundi. The abundance of woody species (regeneration, young trees, adult trees) was measured in 100 plots of 50 m × 50 m each, evenly distributed in the invaded areas and the non-invaded ones. The analysis of the spatial distribution of woody species was carried out through the computation of the Green index. A multiple regression was performed to test the effect of conspecific adults trees density and the average density of heterospecific woody regeneration and young tree on recruitment of woody species. The Green index values showed that all woody species had a random spatial distribution, regardless of *S. scandens* invasion. Overall, the density conspecific adults' trees have a positive or insignificant effect on regenerations and young trees in both invaded and non-invaded areas. New studies focused on the influence of abiotic and biotic factors of the areas are essential for a thorough understanding of the distribution of KNP woody species and the mechanisms of their coexistence.

KEYWORDS: Liana, spatial distribution, Janzen-Connell effect, recruitment, tree, moist mountain forest, Burundi.

RESUME: Les lianes jouent un rôle important dans plusieurs aspects de la dynamique des forêts. Cette étude vise à (1) comparer la distribution spatiale des espèces ligneuses entre les milieux envahis et ceux non envahis par *Sericostachy scandens* et (2) évaluer l'effet de la densité des arbres adultes d'une espèce donnée et des ligneux des stades régénération et jeune arbre des autres espèces sur le recrutement de l'espèce ligneuse ciblée aussi bien en milieux envahis qu'en milieux non envahis par *S. scandens* dans le Parc National de la Kibira au Burundi. L'abondance des espèces ligneuses (régénération, jeunes arbres, arbres adultes) a

été mesurée dans 100 placeaux de 50 m x 50 m équitablement répartis entre les milieux envahis et ceux non envahis. L'analyse de la distribution spatiale des espèces ligneuses a été réalisée à travers le calcul de l'indice de Green. Une régression multiple a été utilisée pour tester l'effet de la densité des arbres adultes de l'espèce et de la densité moyenne des ligneux des stades régénération et jeune arbre des autres espèces sur le recrutement des espèces ligneuses. Les valeurs de l'indice de Green ont montré que les espèces étudiées sont caractérisées par une distribution spatiale aléatoire, indépendamment de l'envahissement ou non du milieu par *S. scandens*. Globalement, la densité des arbres adultes de l'espèce a un effet positif ou non significatif sur la densité de la régénération et la densité des jeunes arbres tant en milieux envahis qu'en milieux non envahis. De nouvelles études orientées vers l'influence des facteurs abiotiques et biotiques du milieu sont essentielles pour une compréhension approfondie de la distribution des espèces ligneuses du PNK et des mécanismes de coexistence de celles-ci.

MOTS-CLEFS: Liane, distribution spatiale, effet de Janzen-Connell, recrutement, arbre, forêt ombrophile de montagne, Burundi.

1 INTRODUCTION

Les mécanismes permettant la coexistence des espèces restent mal connus, en particulier dans les communautés riches en espèces telles que les forêts tropicales [1]. Un important mécanisme sous-tendant le maintien de la diversité des espèces se rapporte à l'hypothèse de Janzen-Connell [2]. Cette hypothèse stipule que les prédateurs de semences, les herbivores et les pathogènes spécifiques à une espèce donnée ont une abondance plus élevée à proximité des plantes mères ou dans les zones à forte densité des individus de l'espèce [3-4]. En conséquence, la probabilité de survie de nouveaux individus à proximité de leur semencier est plus faible qu'à une distance plus élevée [5]. L'existence d'un effet densité et d'un effet distance a été mis en évidence en forêts tropicales et en forêts tempérées [6].

Outre l'hypothèse de Janzen-Connell, les lianes apportent de nouvelles informations sur les mécanismes qui contrôlent la distribution des plantes et le maintien de la diversité dans les forêts tropicales [7] où elles infestent communément plus de 70 % des arbres de la canopée [8-10] et ont un impact négatif sur les arbres en limitant le recrutement des plantules [11-12], en diminuant la croissance et la fécondité des arbres [12-13] et en augmentant leur mortalité [9] à travers la compétition avec les arbres pour des ressources limitées et la création des contraintes mécaniques [14-18].

Dans les forêts tropicales africaines, *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae), une liane envahissante, présente des conséquences spectaculaires et catastrophiques pour la durabilité des forêts de l'Afrique centrale et orientale où elle est largement distribuée [19]. En effet, cette liane tue ses arbres hôtes par étouffement et crée ainsi de grandes trouées où elle inhibe la régénération dans le Parc National de Kahuzi-Biega en République Démocratique du Congo [19-20]. Elle cause des dégâts similaires dans le Parc National de Nyungwe au Rwanda [21] et dans le Parc National Impénétrable de Bwindi en Ouganda [22].

Au Burundi, le Parc National de la Kibira (PNK) connaît également des transformations du couvert végétal dues à la prolifération de *S. scandens* [23-25]. En effet, *S. scandens* constitue une menace particulière pour la biodiversité du PNK autant que la déforestation: en se développant, elle couvre toutes les autres espèces, surtout ligneuses (les grands arbres), les étouffent en les empêchant d'accéder à la lumière et ces derniers finissent par sécher et tomber [23]. Explorant les effets de *S. scandens* sur la structure forestière et les espèces ligneuses selon leurs stades de développement, [25] ont montré que l'expansion de cette liane affecte négativement les paramètres dendrométriques des peuplements ligneux (densité, diamètre, hauteur et surface terrière). En outre, ces auteurs ont indiqué que non seulement *S. scandens* influence négativement toutes les espèces ligneuses, quelle que soit leur taille, mais aussi a un effet négatif sur la densité de tous les stades démographiques de celles-ci.

L'objectif global de cette étude est d'analyser l'effet de l'envahissement de *S. scandens* sur la structure spatiale et le recrutement des espèces ligneuses du PNK, le plus grand massif forestier du Burundi. En effet, la structure spatiale d'un peuplement ligneux renseigne sur les processus écologiques ayant affectés le peuplement et constitue une base de prédiction des processus écologiques qui se dérouleront dans le futur [26]. L'étude de la structure spatiale des peuplements ligneux du PNK en relation avec l'invasion de *S. scandens* fournira des informations scientifiques sur la modification de la distance plante-plante et ses implications pour la coexistence des espèces ligneuses en forêt ombrophile de montagne. Ainsi, les objectifs spécifiques de cette recherche sont de (1) comparer la distribution spatiale des espèces ligneuses entre les milieux envahis et ceux non envahis par *S. scandens*, et (2) d'évaluer l'effet de la densité des arbres adultes d'une espèce donnée et des ligneux des stades régénération et jeune arbre des autres espèces sur le recrutement de l'espèce ligneuse ciblée aussi bien en milieux envahis qu'en milieux non envahis par *S. scandens*. Pour atteindre ces objectifs, les hypothèses suivantes ont été formulées:

(i) en raison de l'impact négatif des lianes sur les peuplements ligneux, il est possible que l'envahissement de *S. scandens* entraîne une variation de la structure spatiale des ligneux entre les milieux envahis et ceux non envahis, (ii) compte tenu de l'effet négatif de l'invasion de *S. scandens* sur la densité des arbres, il est plausible que l'effet de Janzen-Connel soit beaucoup plus perceptible en milieux non envahis qu'en milieux envahis.

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 MILIEU D'ETUDE

Le PNK est situé au nord-ouest du Burundi sur la crête Congo-Nil (figure 1). Il s'étend de Bugarama au sud jusqu'à la frontière rwandaise au nord où il se prolonge par la forêt de Nyungwe au Rwanda [27]. Il se localise entre 2°36'52" et 3°17'08" de latitude Sud et entre 29°13'31" et 29°39'09" de longitude Est. Son altitude varie entre 1600 et 2666 m [28]. D'une superficie de 40.000 ha avec une longueur de plus ou moins 80 km et une largeur moyenne de 8 km [29], il constitue le principal massif forestier du pays repris dans la catégorie II de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (Parc National) comprenant des aires protégées à des fins de loisirs et servant d'échantillons de l'histoire de l'évolution naturelle des écosystèmes [30]. Il s'étend sur quatre provinces, à savoir Muramvya et Kayanza à l'est d'une part et Bubanza et Cibitoke à l'ouest d'autre part, couvrant les communes Muramvya, Bukeye, Matongo, Muruta, Kabarore, Musigati, Rugazi, Bukinanyana et Mabayi. Le PNK est subdivisé en quatre blocs ou secteurs: Teza (5794 ha), Rwegura (12424 ha), Mabayi (6359 ha) et Musigati (15424 ha) [31].

Le relief du PNK est caractérisé par des pentes vives de part et d'autre de la Crête Congo-Nil, davantage marquées sur le versant occidental [32]. La ligne de crête délimite deux bassins versants communément appelés «Bassin du Nil» à l'est et «Bassin du Congo» à l'ouest [33].

Le climat du PNK est de type tropical d'altitude à tendance tempérée marqué par son caractère montagnard. Les températures moyennes sont les plus basses du pays, variant entre 14 et 20 °C selon l'altitude [29]. La température moyenne mensuelle enregistrée à la station météorologique de Rwegura au cours des années 1986 à 2015 est de 16,4 °C (données recueillies à l'Institut Géographique du Burundi: IGEBU). Les précipitations annuelles sont supérieures à 1800 mm et atteignent parfois 2000 mm. L'humidité se situe entre 60 et 90 % pendant toute l'année mais reste généralement proche de la moyenne évaluée à 75 %. Les brouillards sont fréquents en altitude, surtout dans les vallées [34].

Les sols du PNK n'ont pas fait objet de beaucoup d'études scientifiques. L'étude réalisée par ISABU [35] et celle réalisée par [36] montrent que les sols de cette forêt naturelle sont du groupe des ferralsols selon la classification WRB-2014 [37]. Ils sont caractérisés par de faibles valeurs de la capacité d'échange cationique effective (≤ 16 cmol+/kg) et une dominance de la fraction argileuse par la kaolinite et la gibbsite [35-36].

Le PNK est situé dans le district afro-montagnard qui coïncide avec la partie montagneuse du pays [33]. Cet auteur distingue dans cette zone de végétation trois horizons en fonction des critères écologiques, floristiques et surtout physiologiques à savoir l'horizon inférieur compris entre 1600 et 1900 m d'altitude, horizon moyen allant de 1900 à 2250 m d'altitude et horizon supérieur compris entre 2250 m et 2450 m d'altitude. L'horizon inférieur est caractérisé par une forêt représentée par des arbres pouvant atteindre 25 m de hauteur. La strate supérieure regroupe des taxons tels que *Anthonotha pynaertii* (Fabaceae), *Albizia gummifera* (Fabaceae), *Parinari excelsa* (Rosaceae), *Prunus africana* (Rosaceae), *Syzigium guineense* (Myrtaceae). L'horizon moyen correspond à la forêt constituée des arbres atteignant 30 m et parfois 40 m de hauteur. La strate arborescente supérieure est constituée d'essences géantes telles que *Entandrophragma excelsum* (Meliaceae), *Prunus africana* (Rosaceae) et *Parinari excelsa* (Rosaceae), parmi lesquelles viennent s'intercaler des essences secondaires comme *Polyscias fulva* (Araliaceae). Dans l'horizon supérieur, il se développe une forêt assez distincte des deux types précédents. La cime s'arrête généralement à 15 m, à part quelques individus dominants de *Podocarpus milanjanus* (Podocarpaceae) pouvant atteindre 20 m de hauteur.

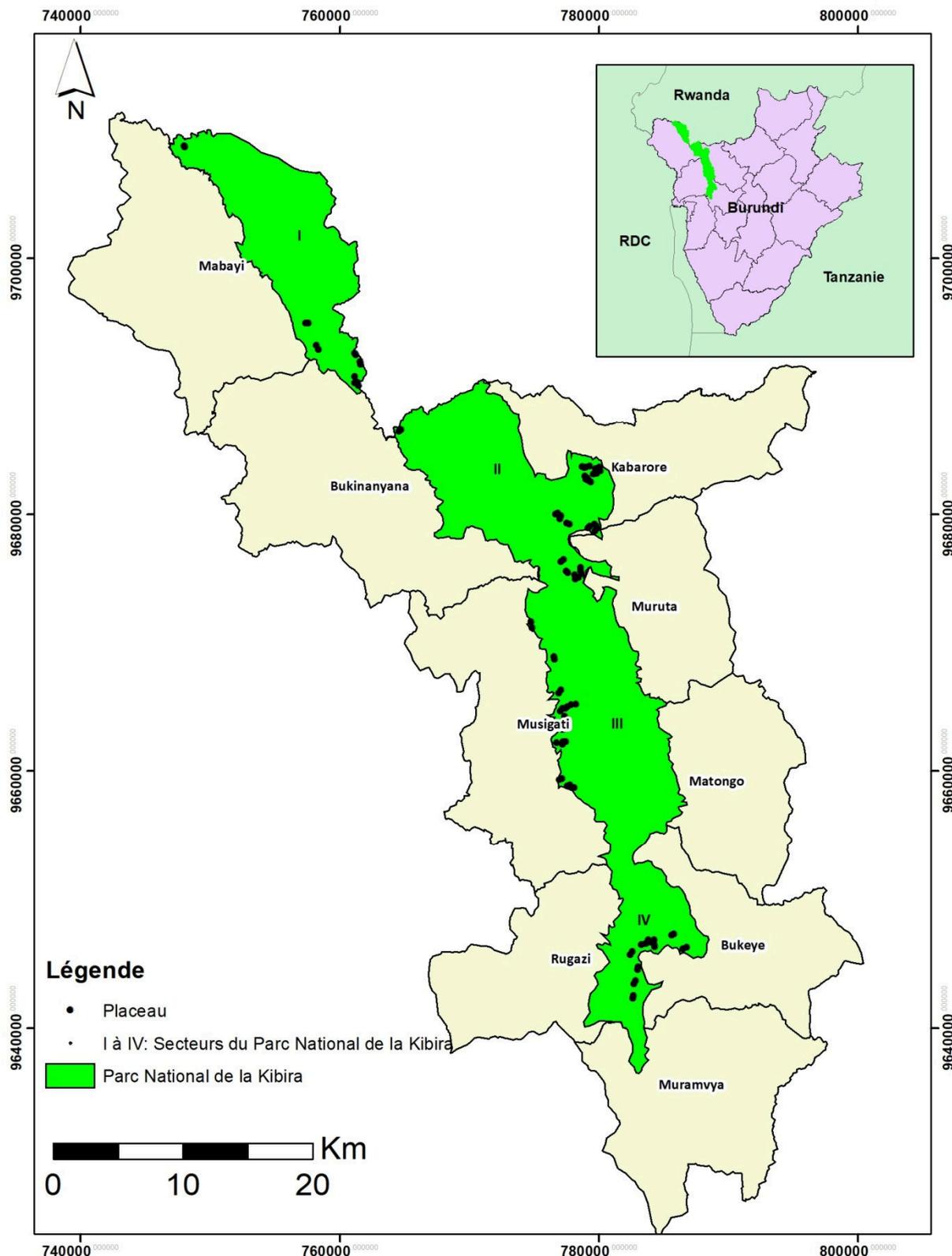


Fig. 1. Localisation du Parc National de la Kibira (PNK) au Burundi (A) et répartition des placeaux dans les secteurs (I = secteur Mabayi, II = secteur Rwegura, III = secteur Musigati, IV = secteur Teza) du PNK (B)

2.2 COLLECTE DES DONNEES

La collecte des données a été réalisée dans les quatre secteurs du PNK en considérant les deux bassins versants (bassin du Nil et bassin du Congo) et les trois niveaux d'altitude (de 1600 à 1900 m, de 1900 à 2250 m et de 2250 à 2450 m) correspondant aux trois horizons de la zone de végétation du PNK. Les observations de terrain ont permis de noter l'absence de forêts au niveau d'altitude 1600-1900 m du côté bassin versant du Nil. Par conséquent, cinq niveaux d'altitude sur l'ensemble des deux bassins versants ont été considérés. Dans chaque niveau d'altitude, les données ont été collectées dans 20 placeaux, mesurant chacun 0,25 ha (50 m × 50 m) [38], soit au total 100 placeaux équitablement répartis entre le milieu envahi par *S. scandens* et le milieu non envahi. Les coordonnées géographiques du centre de chaque placeau ont été enregistrées avec un GPS Garmin 76.

Dans chaque placeau, un inventaire exhaustif des individus d'arbres a été fait en considérant trois stades de développement: arbres (individu ayant un dbh supérieur ou égal à 10 cm), jeune arbre (individu ayant une hauteur supérieure ou égale à 2 m et un dbh inférieur à 10 cm) et régénération (individu dont la hauteur est inférieure à 2 m) au sens de [39]. Afin de faciliter l'inventaire des régénérations, à l'intérieur des placeaux, des sous-placeaux de 10 mètres de côté ont été délimités [40]. Il convient de préciser que les plantules de moins de 10 cm de hauteur ont été exclues de l'inventaire car en deçà de cette taille, la régénération subit une forte mortalité et témoigne d'un très faible taux de recrutement [41]. Le diamètre des arbres a été mesuré par le mètre ruban. La hauteur a été mesurée par un clinomètre Suunto auquel ont été associées une perche et une latte graduée de 5 m et 2 m de hauteur respectivement. Les diamètres ont été déduits des mesures des circonférences prises, à l'aide d'un mètre ruban, à 1,30 m au-dessus du sol [42]. La circonférence a été mesurée en se conformant au protocole de [43].

Pendant la collecte des données, des spécimens de chaque espèce ont été récoltés et mis en herbier. La détermination des noms scientifiques des espèces a été réalisée grâce aux ouvrages de [44] et de [45]. L'Herbarium de l'Université du Burundi (BJA) et celui de l'Office Burundais pour la Protection de l'Environnement (OBPE) ont été également consultés pour l'identification des spécimens de plantes. Après l'identification des espèces végétales, les herbiers de référence réalisés dans le cadre de la présente étude ont été déposés à l'Herbarium BJA. L'Herbarium de l'OBPE, en création, ne dispose pas encore d'un acronyme dans le système international. La nomenclature suivie pour les noms des espèces est celle de [46] et les noms des familles ont été attribués selon [47]. Leur validation a été réalisée après la vérification des noms actualisés dans la base de données des plantes africaines sur le site <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php>.

2.3 TRAITEMENT DES DONNEES

Les analyses ont été faites sur les espèces ligneuses recensées au moins dans 60 placeaux. Pour analyser leur distribution spatiale, l'indice de Green (IG) a été utilisé [48]:

$$IG = \frac{(IB - 1)}{n - 1} \quad (1)$$

avec IB représentant l'indice de Blackman et n le nombre d'individus de chaque espèce inventoriés dans chaque milieu et à chaque niveau d'altitude. IB est donné par la relation suivante:

$$IB = \frac{S_N^2}{N} \quad (2)$$

où N et S_N^2 sont respectivement la moyenne et la variance du nombre d'individus de chaque espèce. La valeur de IG varie de 0 (distribution aléatoire) à 1 (distribution agrégative maximale des arbres). Il convient de noter qu'à chaque combinaison du niveau d'altitude et du milieu, le calcul de cet indice a été appliqué lorsque l'espèce concernée est présente dans au moins trois placeaux.

Une régression multiple a été utilisée pour tester l'effet de la densité des arbres adultes de l'espèce et de la densité moyenne des ligneux des stades régénération et jeune arbre des autres espèces sur les régénérations et les jeunes arbres des différentes espèces. Cette analyse a été réalisée séparément pour les milieux envahis et les milieux non envahis.

Dans chaque cas, le modèle le plus approprié sur les données de comptage (Poisson, quasi-Poisson ou binomiale négative) a été sélectionné après vérification de la surdispersion des données. Ces analyses ont été exécutées dans le logiciel R version 3.5.1 [49]. Les résultats ont été jugés statistiquement significatifs au seuil de 5 %.

3 RESULTATS

3.1 DISTRIBUTION SPATIALE DES ESPECES LIGNEUSES LES PLUS FREQUENTES SELON L'ENVAHISSEMENT OU NON DE *S. SCANDENS* ET LES NIVEAUX D'ALTITUDE

Au total, 12 espèces appartenant à 12 familles ont été identifiées comme étant les plus fréquentes (présentes dans au moins 60 placeaux). Les résultats du calcul de l'indice de Green (IG) ont mis en évidence que toutes ces espèces (quel que soit le stade de développement) sont caractérisées par une distribution spatiale aléatoire (IG proche de zéro), indépendamment de l'envahissement ou non de *S. scandens* et du niveau d'altitude (tableau 1).

Tableau 1. Résultats de l'indice de Green montrant la distribution spatiale des espèces ligneuses du PNK, présentes au moins dans 60 placeaux, selon les stades de développement, l'envahissement ou non de *S. scandens* et les niveaux d'altitude (Altitude 1 = de 1600 à 1900 m, Altitude 2 = de 1900 à 2250 m, Altitude 3 = de 2250 à 2450 m, S1 = stade régénération, S2 = stade jeune arbre, S3 = stade adulte, M1 = milieux envahis, M2 = milieux non envahis, NA = indice non calculé en raison des données insuffisantes)

Familie	Espèce	Stade	Altitude 1		Altitude 2		Altitude 3	
			M1	M2	M1	M2	M1	M2
Alangiaceae	<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms	S1	NA	NA	-0,0470	0,0825	-0,0549	0,1772
		S2	0,0356	0,0534	0,0312	0,0454	0,0004	0,1027
		S3	0,0462	0,0648	0,0046	0,0434	0,0394	0,0851
Melianthaceae	<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.	S1	-0,2500	-0,0009	-0,0739	0,0551	-0,0620	0,0471
		S2	0,0764	0,0190	0,0033	0,0036	-0,0043	0,0891
		S3	-0,1556	0,0049	-0,0105	-0,0059	0,0467	-0,0074
Meliaceae	<i>Carapa grandiflora</i> Sprague	S1	0,0423	0,1161	0,0410	0,0641	0,0567	0,1103
		S2	0,0127	0,0781	0,0930	0,0940	0,2155	0,0887
		S3	0,0366	0,0065	0,0692	0,1691	0,1292	0,0606
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.	S1	-0,0556	0,0336	NA	0,0724	0,0000	0,1001
		S2	0,0476	0,0395	0,0104	0,0655	0,0067	0,0111
		S3	0,0095	0,0233	-0,0667	0,0158	-0,1000	0,0237
Euphorbiaceae	<i>Macaranga neomildbraediana</i> Lebrun	S1	-0,0696	0,0892	0,0177	0,0497	0,0163	0,0754
		S2	0,0189	0,1035	0,0272	0,1103	0,0150	0,0759
		S3	0,0825	0,1109	0,0306	0,0346	0,0371	0,0137
Moraceae	<i>Myrianthus holstii</i> Engl.	S1	0,1321	0,0535	0,0262	0,0556	0,0391	0,1176
		S2	0,0360	0,0183	0,0321	0,0378	0,0312	0,0418
		S3	0,0046	0,0062	0,0158	0,0097	0,0080	0,0480
Araliaceae	<i>Polyscias fulva</i> (Hiern) Harms	S1	NA	-0,5000	NA	0,1259	-0,3333	0,1435
		S2	-0,0476	0,0049	-0,0667	0,2588	0,0895	0,3153
		S3	0,0585	0,1044	0,0000	0,0769	0,0180	0,0440
Olacaceae	<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.	S1	0,0894	0,0227	0,0196	0,0526	0,0839	0,0472
		S2	0,0314	0,0710	0,0323	0,0580	0,1101	0,0680
		S3	0,1513	0,0464	0,0392	0,0352	0,0831	0,0420
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L. f	S1	0,0298	0,0613	0,0455	0,0664	0,0804	0,0629
		S2	0,0319	0,0454	0,0573	0,0644	0,0504	0,0167
		S3	0,0985	0,0340	0,0298	0,0915	0,0086	0,0576
Myrtaceae	<i>Syzygium parvifolium</i> (Engl.) Mildbr.	S1	NA	NA	0,1186	0,1076	0,0188	0,1630
		S2	-0,3333	NA	-0,1429	0,0490	-0,0154	0,0402
		S3	NA	0,1452	-0,0691	0,1626	-0,0615	0,0422
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana johnstonii</i> Stem bark	S1	0,1510	0,0733	0,0284	0,0711	0,0293	0,0720
		S2	0,0122	0,0082	0,0378	0,1689	0,0603	0,1810
		S3	-0,0231	0,1288	0,0222	0,0661	0,0471	0,0898
Monimiaceae	<i>Xymalos monospora</i> (Harv.) Baill. Ex Warb.	S1	NA	0,1152	0,0065	0,1033	0,0726	0,0372
		S2	-0,0071	0,0274	0,0727	0,0773	0,0841	0,1480
		S3	-0,3333	0,0323	0,0132	0,0310	0,0041	0,0978

3.2 EFFET DES ARBRES MERES ET DE LA REGENERATION ET JEUNE ARBRE DES AUTRES ESPECES SUR LE RECRUTEMENT DES ESPECES LIGNEUSES

Globalement, les résultats des modèles de régression exécutés (tableaux 2 et 3) mettent en évidence que la densité des arbres mères a un effet soit positif soit non significatif sur la densité des régénérations et des jeunes arbres tant en milieux envahis qu'en milieux non envahis par *S. scandens*. En d'autres termes, l'effet de Janzen-Connell n'est pas observé. En milieux envahis par la liane, les régénérations d'autres espèces ont globalement un effet non significatif contrairement aux milieux non envahis où leur effet est soit négatif, soit non significatif (tableau 2). Quant aux jeunes arbres d'autres espèces, leur effet est globalement négatif ou non significatif en milieux envahis pendant qu'il est globalement non significatif en milieux non envahis (tableau 3).

Tableau 2. Résultats des modèles de régression montrant l'effet de la densité des arbres mères et de la densité moyenne des régénérations des autres espèces sur les régénérations des espèces ligneuses du PNK présentes au moins dans 60 placeaux s (Coef. = coefficient, p = probabilité, R² = coefficient de détermination). Les coefficients de régression significativement différents de zéro sont mis en gras

Espèce	Milieu envahi					Milieu non envahi				
	ratio densité adultes		densité moyenne régénération autres espèces		R ²	ratio densité adultes		densité moyenne régénération autres espèces		R ²
	Coef.	p	Coef.	p		Coef.	p	Coef.	p	
<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms	0,739	0,856	0,052	0,638	0,010	18,318	0,024	0,032	0,366	0,243
<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.	0,764	0,852	-0,077	0,360	0,032	2,326	0,895	-0,022	0,318	0,033
<i>Carapa grandiflora</i> Sprague	3,718	0,042	0,154	0,011	0,800	7,103	0,081	-0,062	0,103	0,299
<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.	-5,253	0,624	0,014	0,858	0,014	-10,895	0,181	-0,023	0,303	0,115
<i>Macaranga neomildbraediana</i> Lebrun	1,597	0,117	-0,179	0,061	0,303	0,129	0,927	-0,008	0,731	0,005
<i>Myrianthus holstii</i> Engl.	-0,936	0,439	0,042	0,397	0,160	5,523	< 0,0001	-0,059	< 0,0001	0,673
<i>Polyscias fulva</i> (Hiern) Harms	12,660	0,087	-0,526	0,134	0,363	-1,391	0,756	-0,073	0,018	0,233
<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.	1,223	0,625	0,076	0,284	0,068	5,654	0,004	-0,012	0,566	0,999
<i>Symphonia globulifera</i> L. f	7,822	0,001	0,175	0,000	0,547	0,011	0,995	-0,035	0,097	0,984
<i>Syzygium parvifolium</i> (Engl.) Mildbr.	14,471	0,003	-0,131	0,039	0,354	10,117	0,0104	-0,097	0,000	0,520
<i>Tabernaemontana johnstonii</i> (Stapf) Pichon	2,978	0,226	-0,001	0,982	0,069	6,866	< 0,0001	-0,012	0,438	0,446
<i>Xymalos monospora</i> (Harv.) Baill. Ex Warb.	10,284	0,004	0,129	0,151	0,230	2,334	0,219	-0,039	0,020	0,167

Tableau 3. Résultats des modèles de régression montrant l'effet de la densité des arbres mères et de la densité moyennes des jeunes arbres d'autres espèces sur les jeunes arbres des espèces ligneuses du PNK présentes au moins dans 60 placeaux (Coef. = coefficient, p = probabilité, R² = coefficient de détermination). Les coefficients de régression significativement différents de zéro sont mis en gras

Espèce	Milieu envahi					Milieu non envahi				
	ratio densité adultes		densité moyenne jeunes arbres autres espèces		R ²	ratio densité adultes		densité moyenne jeunes arbres autres espèces		R ²
	Coef.	p	Coef.	p		Coef.	p	Coef.	p	
<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms	3,952	0,033	0,059	0,405	0,177	15,453	0,000	0,021	0,342	0,856
<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.	-0,552	0,886	-0,006	0,944	0,0009	19,173	0,274	0,037	0,224	0,097
<i>Carapa grandiflora</i> Sprague	5,626	0,000	-0,142	0,104	0,633	18,574	< 0,0001	-0,059	0,174	0,413
<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.	-6,169	0,354	0,124	0,084	0,202	3,283	0,611	-0,026	0,357	0,130
<i>Macaranga neomildbraediana</i> Lebrun	0,644	0,264	-0,139	0,028	0,687	4,355	0,003	-0,055	0,114	0,187
<i>Myrianthus holstii</i> Engl.	2,003	0,036	-0,108	0,096	0,197	5,338	< 0,0001	0,024	0,348	0,222
<i>Polyscias fulva</i> (Hiern) Harms	15,493	0,000	-0,357	0,009	0,472	9,630	0,055	-0,027	0,596	0,221
<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.	5,636	0,017	-0,048	0,634	0,164	11,693	< 0,0001	0,002	0,952	0,479
<i>Symphonia globulifera</i> L. f	9,987	< 0,0001	-0,083	0,242	0,553	2,545	0,096	0,032	0,280	0,762
<i>Syzygium parvifolium</i> (Engl.) Mildbr.	-7,298	0,334	-0,154	0,149	0,131	9,781	0,006	0,077	0,048	0,218
<i>Tabernaemontana johnstonii</i> (Stapf) Pichon	5,868	0,001	-0,119	0,111	0,455	8,198	< 0,0001	-0,094	0,007	0,476
<i>Xymalos monospora</i> (Harv.) Baill. Ex Warb.	11,630	< 0,0001	-0,188	0,010	0,785	7,486	0,002	0,035	0,345	0,168

4 DISCUSSION

4.1 ENVAHISSEMENT DE *S. SCANDENS* ET DISTRIBUTION SPATIALE DES STADES DE DEVELOPPEMENT DES ESPECES LIGNEUSES

Les espèces ligneuses, de tous les stades de développement, étudiées sont caractérisées par une distribution spatiale aléatoire, indépendamment de l'envahissement ou non de *S. scandens* et du niveau d'altitude. Ceci infirme l'hypothèse selon laquelle l'envahissement de *S. scandens* aurait un effet sur la structure spatiale des ligneux. Ces résultats suggèrent que l'invasion de cette liane ne favorise pas la prolifération de certaines espèces ligneuses par rapport à d'autres. Les travaux antérieurs ont signalé que la distribution spatiale des espèces ligneuses en forêts tropicales est soit aléatoire soit agrégative [50-53].

La distribution spatiale d'une espèce peut résulter des caractéristiques édaphiques ou topographiques du milieu [54-56], de la dominance locale d'une espèce [38] et du mode de dispersion des espèces [50]. Sur base du mode de dispersion des différentes espèces dont il est question ici, on peut nettement individualiser deux groupes d'espèces. Le premier groupe est constitué d'espèces sarcochores. Il s'agit de *Alangium chinense*, *Chrysophyllum gorungosanum*, *Myrianthus holstii*, *Polyscias fulva*, *Strombosia scheffleri*, *Symphonia globulifera*, *Syzygium parvifolium* et *Tabernaemontana johnstonii*. Le deuxième groupe est formé d'espèces ballochores à savoir *Bersama abyssinica*, *Carapa grandiflora*, *Macaranga neomildbraediana* et *Xymalos monospora* [57]. Les agents disséminateurs des espèces sarcochores sont majoritairement des animaux [58]. Certains animaux, tels que les oiseaux frugivores, peuvent disperser les graines sur plusieurs centaines de mètres [59-60]. Cela pourrait expliquer, au moins en grande partie, la distribution aléatoire des espèces du premier groupe. Bien que les espèces du second groupe soient des ballochores qui sont expulsées par la plante elle-même au cours de la dissémination [38], la distribution aléatoire de *C. grandiflora*, *M. neomildbraediana* et *X. monospora* peut également résulter de l'action des animaux. En effet, les fruits de ces espèces sont préférés par les chimpanzés [61] qui peuvent assurer leur dispersion en divers endroits. Quant à *B. abyssinica*, sa distribution peut être interprétée comme étant le résultat des variations des caractéristiques édaphiques du milieu [55-56] ou de l'interaction des facteurs biotiques et abiotiques [62].

4.2 EFFET DE JANZEN-CONNELL ET RECRUTEMENT DES ESPECES LIGNEUSES

La densité des arbres adultes de l'espèce a un effet positif ou non significatif sur les régénérations et les jeunes arbres tant en milieux envahis qu'en milieux non envahis par *S. scandens*. Ceci infirme l'hypothèse selon laquelle l'effet de Janzen-Connell aurait un lien avec l'envahissement de cette liane. En effet, l'effet de Janzen-Connell s'exprime lorsque les espèces ont une distribution agrégative [63-65]. Cette distribution aléatoire observée dans le cadre de cette étude suppose alors la coexistence

de plusieurs espèces ligneuses du PNK (53; 59 et 59 espèces respectivement pour les stades de développement régénération, jeune arbre et arbre selon [66]); ce qui rendrait l'écosystème persistante face à l'invasion de *S. scandens*.

Au fil des années, l'hypothèse de Janzen-Connell a fait l'objet de nombreuses études dont la majorité visait principalement à déterminer si la performance des arbres durant les premiers stades de développement (germination des graines, recrutement des plantules et des jeunes arbres, croissance et survie) est plus faible près des arbres parents que loin et à des densités conspécifiques élevées que faibles [6]. L'existence d'un effet densité et d'un effet distance a été mis en évidence en forêt tropicale [67-71], en accord avec les prédictions de l'hypothèse de Janzen-Connell. Par contre, d'autres études ont mis en évidence une mortalité liée à la densité chez seulement 10 % des espèces d'arbres [72-74], ce qui correspond aux effets de Janzen-Connell plus faibles. Bien plus, [75] ont montré que le taux de survie des graines diminue avec la distance au semencier suite à la satiété des prédateurs dans les zones où la nourriture est abondante. Par analogie aux propos de ces derniers auteurs, le résultat obtenu dans le cadre de cette étude peut être interprété comme étant le reflet de la diversité des espèces ligneuses dont la régénération est positivement liée par la pression de semences produites par les arbres mères. Ainsi, les régénérations et jeunes des espèces ligneuses seraient en compétition pour se maintenir dans la végétation aussi bien dans les milieux envahis que les zones non envahies par *S. scandens*.

5 CONCLUSION

Bien que la liane envahissante *S. scandens* soit une menace pour les espèces ligneuses des forêts tropicales, la présente étude a montré que les espèces ligneuses du PNK sont caractérisées par une distribution spatiale aléatoire, indépendamment de l'invasion ou non de cette liane. L'étude a également mis en relief que la densité des arbres adultes de l'espèce a un effet positif ou non significatif sur les régénérations et les jeunes arbres tant en milieux envahis qu'en milieux non envahis par *S. scandens*. Au vu des résultats de ce travail, il s'avère nécessaire que des études plus approfondies portant sur des facteurs abiotiques et biotiques du milieu soient réalisées pour une meilleure compréhension de l'organisation des espèces ligneuses du PNK et des mécanismes de coexistence de celles-ci. De même, des travaux complémentaires méritent d'être entrepris sur leur phénologie.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur gratitude à l'endroit du Gouvernement du Burundi qui a soutenu financièrement ce travail. Ils remercient également la Direction Générale de l'Office Burundais pour la Protection de l'Environnement (OBPE) pour avoir délivré l'autorisation de mener cette étude dans le Parc National de la Kibira et les gardes forestiers dudit parc pour leur aide sur le terrain.

REFERENCES

- [1] S. J. Wright, "Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence", *Oecologia*, vol. 130, no.1, pp. 1-14, 2002.
- [2] X. Pu and G. Jin, "Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in two temperate old-growth forests in Northeast China", *Forest Ecology and Management*, vol. 424, pp. 95-104, 2018.
- [3] D. H. Janzen, "Herbivores and the number of tree species in tropical forests", *The American Naturalist*, vol. 104, no. 940, pp. 501-528, 1970.
- [4] Connell, J. H., *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees*, In: P. J. Den Boer and G. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Populations*, Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, pp. 298-312, 1971.
- [5] J. Connell, J. Tracey and L. Webb, "Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity", *Ecological Monographs*, vol. 54, no. 2, pp. 141-164, 1984.
- [6] L. S. Comita, S. A. Queenborough, S. J. Murphy, J. L. Eck, K. Xu, M. Krishnadas, N. Beckman and Y. Zhu, "Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance and density-dependent seed and seedling survival", *Journal of Ecology*, vol. 102, no. 4, pp. 845-856, 2014.
- [7] S. A. Schnitzer, "Testing ecological theory with lianas", *New Phytologist*, vol. 220, no. 2, pp. 366-380, 2018.
- [8] G. M. F. van der Heijden, J. R. Healey and O. L. Phillips, "Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru", *Journal of Vegetation Science*, vol. 19, no. 6, pp. 747-756, 2008.
- [9] L. L. Ingwell, S. J. Wright, K. K. Becklund, S. P. Hubbell and S. A. Schnitzer, "The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama", *Journal of Ecology*, vol. 98, no. 4, pp. 879-887, 2010.

- [10] S. A. Schnitzer, S. A. Mangan, J. W. Dalling, C. Baldeck, S. P. Hubbell, A. Ledo, H. Muller-Landau, M. Tobin, S. Aguilar, D. Brassfield, A. Hernandez, S. Lao, R. Perez, O. Valdez and S. R. Yorke, "Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama", *PLoS One*, vol. 7, no. 12, pp. 1-16, 2012.
- [11] S. A. Schnitzer, J. W. Dalling and W. P. Carson, "The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: Evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration", *Journal of Ecology*, vol. 88, no. 4, pp. 655-666, 2000.
- [12] S. A. Schnitzer and W. P. Carson, "Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps", *Ecology Letters*, vol. 13, no. 7, pp. 849-857, 2010.
- [13] K. A. Kainer, L. H. O. Wadt and C. L. Staudhammer, "Testing a silvicultural recommendation: Brazil nut responses 10 years after liana cutting", *Journal of Applied Ecology*, vol. 51, no. 3, pp. 655-663, 2014.
- [14] S. A. Schnitzer, "A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution", *American Naturalist*, vol. 166, no. 2, pp. 262-276, 2005.
- [15] B. P. Kurzell, S. A. Schnitzer and W. P. Carson, "Predicting liana crown location from stem diameter in three Panamanian lowland forests", *Biotropica*, vol. 38, no. 2, pp. 262-266, 2006.
- [16] L. M. Ladwig and S. J. Meiners, "Impacts of temperate lianas on tree growth in young deciduous forests", *Tropical Forest Ecology*, vol. 259, no. 2, pp. 195-200, 2009.
- [17] S. A. Schnitzer, G. van der Heijden, J. Mascaro and W. P. Carson, "Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest", *Ecology*, vol. 95, no. 11, pp. 3008-3017, 2014.
- [18] T. Toledo-Aceves, "Significance of remnant cloud forest fragments as reservoirs of tree and epiphytic bromeliad diversity", *Tropical Conservation Science*, vol. 7, no. 2, pp. 230-243, 2014.
- [19] Masumbuko, N. C., *Ecologie de Sericostachys scandens, liane envahissante dans les forêts de montagne du Parc National de Kahuzi-Biega, République Démocratique du Congo*, Thèse de doctorat, ULB, 2011.
- [20] Z. Balezi, M. Nyakabwa et J. Lejoly, "Etude écologique de la liane envahissante *Sericostachys scandens* dans la partie de haute altitude du Parc National de Kahuzi-Biega (PNKB), (Sud-Kivu, R.D.Congo)", *Annales de la Faculté des Sciences de l'Université Officielle de Bukavu*, vol. 1, no. 1, pp. 28-36, 2008.
- [21] P. Scholte, L. Rugyerinyange, F. Bizimungu, F. Ruzigandekwe, N. Chao, F. Mulindahabi, N. Ntare, D. Babaasa, D. Sheil, R. Fimbel, E. Fischer, J. Gapusi and B. Kaplin, "Reaching consensus: influence of the liana *Sericostachys scandens* on forest dynamics in Nyungwe National Park, Rwanda", *Fauna and Flora International*, vol. 44, no. 3, pp. 321-327, 2010.
- [22] D. Babaasa, G. Eilu, A. Kasangaki, R. Bitariho and A. McNeilage, "Gap characteristics and regeneration in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda", *African Journal of Ecology*, vol. 42, no. 3, pp. 217-224, 2004.
- [23] MEEATU (Ministère de l'Eau, de l'Environnement, de l'Aménagement du Territoire et de l'Urbanisme), *Plan régional de mise en œuvre de la Stratégie Nationale et Plan d'Action sur la Biodiversité en zones écologiques de Mumurwa et de la Crête Congo-Nil*, Rapport National à la Convention sur la Diversité Biologique, MEEATU, 2013.
- [24] Bangirinama, F. et Ndayishimiye, J., *Etude d'identification des sites dégradés et leurs systèmes de réhabilitation au Parc National de la Kibira (PNK)*, OBPE, 2014.
- [25] R. Habonayo, A. F. Azihou, G. H. Dassou, A. C. Adomou et B. Habonimana, "Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur les espèces ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi", *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, sous presse, 2018a.
- [26] R. Law, J. Illian, D. F. R. P. Burslem, G. Gratzler, C. V. S. Gunatilleke and I. A. U. N. Gunatilleke, "Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point pattern theory", *Journal of Ecology*, vol. 97, no. 4, pp. 616-628, 2009.
- [27] Nzigidahera, B., *Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation*, INECN, 2000.
- [28] Arbonier, M., *Parc National de la Kibira, Plan de Gestion*, INECN, 1996.
- [29] Krug, O., *Etude des systèmes de production et des systèmes agraires des trois communes riveraines du PNK: proposition en vue d'une réduction des conflits*, INECN, 1993.
- [30] UICN., *Parcs et réserves du Burundi. Evaluation de l'efficacité de la gestion des aires protégées*, UICN/PACO, 2011.
- [31] Gourlet, S., *Le Parc National de la Kibira. Quelle potentialité pour quel avenir?* Rapport de stage, ENGREF, 1986.
- [32] INECN (Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature), *Plan de gestion du Parc National de la Kibira*, INECN, 1992.
- [33] J. Lewalle, "Les étages de la végétation du Burundi Occidentale", *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique*, vol. 42, no. 1/2, pp. 1-247. 1972.
- [34] IGEBU (Institut Géographique du Burundi), *Bulletin climatologique mensuel (1990-2001)*, IGEBU, 2001.
- [35] Sottiaux, G., Opdecamp, L., Bigura, C. et Frankart, R., *Carte des sols du Burundi. Echelle 1/250000*. Notice explicative. AGCD, 1988.
- [36] Kaburungu, S., *Pedogenic Development of Soils at High Altitude in Burundi*, PhD dissertation, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College, 1993.

- [37] IUSS Working Group WRB, *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*, World Soil Resources Reports No 106, FAO, 2015.
- [38] F. Havyarimana, J. Bogaert, J. Ndayishimiye, S. S. Y. Barima, M. J. Bigendako, J. Lejoly et C. De Cannière, "Impact de la structure spatiale de *Strombosia scheffleri* Engl. et *Xymalos monospora* (Harv.) Baill. sur la régénération naturelle et la coexistence des espèces arborescentes dans la Réserve Naturelle Forestière de Bururi, Burundi", *Bois et Forêts des Tropiques*, vol. 316, no. 2, pp. 49-61, 2013.
- [39] Gillet, F., *La phytosociologie synusiale intégrée: Guide méthodologique*, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, 2000.
- [40] K. Kouadio, E. Kouassi Konan, N. F. Kouamé et D. Traoré, "Impact de l'éclaircie sur la régénération naturelle des essences principales, dans la forêt classée de Bossematié (Côte d'Ivoire)", *Sciences & Nature*, vol. 4, no. 1, pp. 27-35, 2007.
- [41] C. A. Chapman, L. J. Chapman, L. Kaufman and A. E. Zanne, "Potential causes of arrested succession in Kibale National Park, Uganda: growth and mortality of seedlings", *African Journal of Ecology*, vol. 37, no. 1, pp. 81-92, 1999.
- [42] Favrichon, V., Gourlet-Fleury, S., Avner B. H. et Dessard H., *Parcelles permanentes de recherche en forêt dense tropicale humide. Eléments pour une méthodologie d'analyse des données*, CIRAD-Forêt, 1998.
- [43] Picard, N. et Gourlet-Fleury S., *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo*, COMIFAC, 2008.
- [44] Reekmans, M. et Niyongere, L., *Lexique vernaculaire des plantes vasculaires du Burundi*, Travaux de la faculté des sciences de l'Université du Burundi, 1983.
- [45] Habiaryemye, M. F. et Nzigidahera, B., *Habitat du Parc National de la Kibira (Burundi). Lexique des plantes pour connaître et suivre l'évolution des forêts du secteur Rwegura*, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 2016.
- [46] Lebrun, J. P. et Stork, A. L., *Énumération des plantes à fleur d'Afrique tropicale*, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, 4 volumes, 1991-1997.
- [47] APG III, "An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III", *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol.161, no. 2, pp. 105-121, 2009.
- [48] Jayaraman, K., *A Statistical Manual for Forestry Research*, FORSPA-FAO Publications, 1999.
- [49] R Core Team, *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.r-project.org/>, 2018r.
- [50] R. Condit, P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbel, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. Lafrankie, H. S. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar and T. Yamakura, "Spatial patterns in the distribution of tropical tree species", *Science*, vol. 288, no. 5470, pp. 1414-1418, 2000.
- [51] G. Lan, H. Zhu, M. Cao, Y. Hu, H. Wang, X. Deng, S. Zhou, J. Cui, J. Huang, Y. He, L. Liu, H. Xu and J. Song, "Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China", *Ecological Research*, vol. 24, no. 5, pp. 1117-1124, 2009.
- [52] J. K. Kambale, R. E. Shutsha, E. W. Katembo, J. M. Omatoko, F. B. Kirongozi, O. D. Basa, E. P. Bugentho, E. I. Yokana, K. K. Bukasa, H. S. Nshimba et K. N. Ngbolua, "Étude floristique et structurale de deux groupements végétaux mixtes sur terre hydromorphe et ferme de la forêt de Kponyo (Province du Bas-Uélé, R.D. Congo)", *International Journal of Innovation and Scientific Research*, vol. 24, no. 2, pp. 300-308, 2016.
- [53] Swamy V., *Forest composition and spatial patterns across a Western Amazonian river basin: the influence of plant-animal interactions*, In: R. W. Myster, (ed.), *Forest structure, function and dynamics in Western Amazonia*, Inc: JohnWiley and Sons, pp. 159-180, 2017.
- [54] T. B. Hart, "Monospecific dominance in tropical rain forest", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 5, no. 1, pp. 6-11, 1990.
- [55] Dajoz R., *Précis d'écologie*, Dunod, 2003.
- [56] J. Silvertown, "Plant coexistence and the niche", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 19, no. 11, pp. 605-611, 2004.
- [57] F. X. Habiaryemye, "Analyse phytosociologique des forêts primaires de la crête Zaïre-Nil au Rwanda", *Belgian Journal of Botany*, vol. 126, no. 1, pp. 100-134, 1993.
- [58] Senterre B., *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*, Thèse de doctorat, ULB, 2005.
- [59] K. G. Murray, "Avan seed dispersal of 3 Neotropical gap-dependent plants", *Ecological Monographs*, vol. 58, no. 4, pp. 271-298, 1988.
- [60] S. Iida and T. Nakashizuka, "Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* seeds in a temperate deciduous forest, central Japan", *Plant Ecology*, vol. 135, no. 2, pp. 243-248, 1998.
- [61] A. K. Basabose, "Diet composition of chimpanzee inhabiting the montane forest of Kahuzi, Democratic Republic of Congo", *American Journal of Primatology*, vol. 58, no. 1, pp. 1-21, 2002.
- [62] J. F. Quinn and A. E. Dunham, "On hypothesis testing in ecology and evolution", *American Naturalist*, vol. 122, no. 5, pp. 602-617, 1983.

- [63] R. Bagchi, P. Henrys, P. E. Brown, D. F. R. P. Burslem, P. J. Diggle, C. V. S. Gunatilleke, I. A. U. N. Gunatilleke, A. R. Kassim, R. Law, S. Noor and R. L. Valencia, "Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees", *Ecology*, vol. 92, no. 9, pp. 1723-1729, 2011.
- [64] T. T. Caughlin, J. M. Ferguson, J. W. Lichstein, P. A. Zuidema, S. Bunyavejchewin and D. J. Levey, "Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages", *Proceeding of the Royal Society of London B*, vol. 282, no.1798, pp. 1-9, 2015.
- [65] E. C. Fricke and S. J. Wright, "Measuring the demographic impact of conspecific negative density dependence", *Oecologia*, vol. 184, no. 1, pp. 259-266, 2017.
- [66] R. Habonayo, A. F. Azihou, G. H. Dassou, F. Havyarimana, A. C. Adomou et B. Habonimana, "Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Loopr. (Amaranthaceae) sur la diversité des espèces végétales ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi" *International Journal of Environmental Studies*, sous presse, 2018b.
- [67] C. K. Augspurger, "Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light- gaps, and pathogens", *Ecology*, vol. 65, no. 6, pp. 1705-1712, 1984.
- [68] G. S. Gilbert, S. P. Hubbell and Foster R. B., "Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest", *Oecologia*, vol. 98, no. 1, pp. 100-108, 1994.
- [69] C. O. Webb and P. R. Peart, "Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees", *Ecology*, vol. 80, no. 6, pp. 2006-2017, 1999.
- [70] K. E. Harms, J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez and E. A. Herre, "Pervasive densitydependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest", *Nature*, vol. 404, no. 6777, pp. 493-495. 2000.
- [71] J. Terborgh, "Enemies maintain hyperdiverse tropical forests", *American Naturalist*, vol. 179, no. 3, pp. 303-314, 2012.
- [72] S. P. Hubbell, R. Condit and R. B. Foster, "Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. 330, no. 1257, pp. 269-281, 1990.
- [73] R. Condit, S. P. Hubbell and R. B. Foster, "Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest", *American Naturalist*, vol. 140, no. 2, pp. 261-286, 1992.
- [74] C. Wills, R. Condit, R. B. Foster and S. P. Hubbell, "Strong density- and diversity related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest", *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, vol. 94, no. 4, pp. 1252-1257, 1997.
- [75] Y. Takeuchi and T. Nakashizuka, "Effect of distance and density on seedseedling fate of two dipterocarp species", *Forest Ecology and Management*, vol. 247, no. 1-3, pp. 167-174, 2007.